Über die natürliche Gliederung und die geographische Verbreitung der Gattung Rubus

von

Wilh. Olbers Focke.

Die Gattung Rubus zeichnet sich durch eine ungemein mannigfaltige Gliederung aus, welche sowohl in dem Reichthum an wesentlich verschiedenen Artengruppen als auch in einer innerhalb mancher dieser Artengruppen hervortretenden Vielgestaltigkeit zum Ausdruck kommt. Sie umfasst zarte niedrige Stauden und kräftige aufrechte oder hoch klimmende Sträucher, Arten mit ungetheilten, gefingerten oder gefiederten Blättern, mit zwittrigen und mit eingeschlechtigen Blüten, mit ansehnlichen und mit fehlenden Kronblättern, mit wenigen oder zahlreichen Karpellen in jeder Blüte u. s. w. Diese Mannigfaltigkeit der Formenkreise scheint darauf hinzudeuten, dass einerseits die Einzelformen hier noch enger mit einander verbunden sind als in den meisten andern Gattungen, andrerseits aber auch die Artengruppen vielfach durch Zwischenglieder verknüpft sind, so dass sie noch nicht als von der Stammgattung abgezweigte Genera erscheinen. Isolirt betrachtet, d. h. ohne Kenntniss der verbindenden Zwischenglieder, würden die ausgeprägteren Rubus-Typen ohne Zweifel als Vertreter wohl charakterisirter Gattungen aufgefasst werden müssen.

Diese Verhältnisse lassen die Gattung Rubus als vorzüglich geeignet erscheinen für die Erforschung des genealogischen Zusammenhanges ihrer Formenkreise. Es ist nicht allzu schwierig, ihre sämmtlichen Untergattungen, Gruppen, Arten und Unterarten mit Hülfe der noch zahlreich vorhandenen Zwischenglieder in der Phantasie zu einem zusammenhängenden Ganzen zu verketten. Manche neuere Botaniker stellen den Grundsatz auf, dass alle Einzelformen, welche nicht scharf geschieden sind, sondern durch Mittelglieder zusammenhängen, als »Varietäten« einer und derselben Species zu betrachten seien. Wollte man bei Rubus nach diesem Grundsatze verfahren, so würde man, von Form zu Form fortschreitend, allmählich die allerverschiedensten Typen mit einander verbinden müssen, und es könnte leicht sein, dass schließlich unser R. Idaeus einerseits mit

R. saxatilis, andererseits mit unseren Brombeeren und endlich sogar mit dem R. odoratus unserer Gärten durch zusammenhängende Reihen von Zwischenformen verknüpft erschiene. Je mehr das Material, welches wir kennen lernen, anwächst, um so mehr Mittelformen schieben sich zwischen die ausgeprägten Typen, welche zuerst unterschieden wurden, ein. Auf den ersten Blick sollte man daher glauben, dass man in dieser reich gegliederten Gattung auch das vorzüglichste Material zur Aufstellung eines natürlichen entwicklungsgeschichtlichen Stammbaumes in Händen habe. Wer sich die heutzutage glücklicherweise überflüssige Mühe geben wollte, Beweismittel gegen die Doctrin von der absoluten und constanten Species zu sammeln, der würde allerdings bei Rubus ein sehr werthvolles und reichhaltiges Material finden. Lehrreicher, aber auch weit schwieriger ist es, den leitenden entwickelungsgeschichtlichen Faden zu suchen, der schließlich zur Beantwortung der bestimmten Frage, wie die Urform aussah, führen soll. Durch geistreiche Vermuthungen wird man freilich die vorhandenen Schwierigkeiten leicht überbrücken und zu überraschenden Resultaten gelangen können; dagegen wird man kaum auf bedeutende Ergebnisse rechnen und jedenfalls seine Erwartungen tief herabstimmen müssen, wenn man den mühevollen und noch wenig geebneten Weg streng wissenschaftlicher Forschung einschlägt.

In verschiedenen Aufsätzen über einzelne Arten oder Zweige der Gattung Rubus (Jen. Zeitschr. V, p. 104, 127; Abh. Naturw. Ver. Bremen IV, p. 163, 185) habe ich gelegentliche Bemerkungen über genealogische Verwandtschaft gewisser Formen einfließen lassen. F. W. C. Areschoug (Journ. of bot. 1873, p. 103) hat speciell die Abstammung des R. Idaeus näher zu erforschen gesucht. O. Kuntze macht in seinem Werke »Methodik der Speciesbeschreibung und Rubus« zahlreiche Angaben über die Phylogenie der Rubus-Formen. Er betrachtet ganz willkürlich einen extrem ausgeprägten Typus, den R. Moluccanus, als Ausgangsform für die ganze Gattung oder wenigstens für die Arten mit ungetheilten Blattflächen und für diejenigen mit krautigen Stengeln. Er giebt allerdings an, durch welche äußere Umstände er sich die Umwandlung des einen Typus in den andern bewirkt denkt, ohne indess seine Vorstellungen über diese Vorgänge objectiv näher zu begründen. Auf eine Discussion der nicht genauer erläuterten angeblichen Verwandtschaftsverhältnisse kann ich bei dieser Sachlage nicht wohl eingehen, muss jedoch gestehen, dass mir in vielen Fällen die durch Kuntze unter gemeinsamen Benennungen zusammengefassten Formen als grundverschieden erscheinen.

Die einzige wissenschaftlich berechtigte Methode, den genealogischen Zusammenhang verschiedener Formenkreise zu erforschen, besteht in dem Aufsuchen convergirender Verwandtschaftsreihen. Wenn wir solche nicht bestimmt nachzuweisen vermögen, müssen wir uns oft mit dem Aufsuchen von Zwischengliedern begnügen, dürfen jedoch in solchen

Fällen niemals vergessen, dass die Mittelformen entweder den Endgliedern coordinirte Seitenzweige einer gemeinsamen Stammart sein, oder dass sie Stufen des Weges bezeichnen können, den die eine Art bei ihrer Umwandlung in die zweite durchlaufen hat. In allen Fällen, in denen es sich um die Vergleichung von Arten handelt, welche einigermaßen nahe verwandt sind, tritt noch die Schwierigkeit hinzu, dass man selten bestimmt wissen kann, ob die Zwischenformen nicht etwa Mischlinge, also erst verhältnissmäßig neueren Ursprungs sind.

Die convergirenden Verwandtschaftsreihen, deren wir zu unsern phylogenetischen Untersuchungen bedürfen, können wir auf vier verschiedenen Forschungsgebieten zu finden erwarten, nämlich auf paläontologischem, ontogenetischem, morphologisch-systematischem und chorologischem. Die Ergebnisse der Untersuchungen auf diesen verschiedenen Gebieten müssen sich gegenseitig ergänzen und berichtigen. Bei der Neuheit des Gegenstandes und der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse wird man sich vorläufig damit begnügen müssen, ein tieferes Verständniss des verwandtschaftlichen Zusammenhanges der einzelnen Formenkreise anzubahnen, während es noch lange unmöglich sein wird, sich den Urtypus einer Gattung oder Familie in realer Gestalt vorzustellen.

Die Paläontologie liefert uns über die Gattung Rubus keinerlei Aufschlüsse, da bisher kaum mehr als Andeutungen ihrer Existenz in tertiären Zeitaltern gefunden sind.

Mehr dürfen wir von der Ontogenie, der Vergleichung der individuellen Jugendzustände, für das Verständniss der Gattung Rubus erwarten. So viel ich bis jetzt gesehen habe, zeigen die Keimpflanzen der verschiedensten Rubus-Arten eine große Übereinstimmung. Um indess mit voller Sicherheit behaupten zu können, dass die Gattung in ihrem ganzen Umfange wirklich natürlich und homogen ist, muss man die individuelle Entwicklungsgeschichte einer viel größeren Zahl von typischen Formen kennen, als bisher der Fall ist. Es lässt sich indess bereits jetzt mit Sicherheit behaupten, dass die Divergenz der verschiedenen Typen erst im Laufe der individuellen Entwickelung eintritt, wenn sich auch manchmal gewisse Unterschiede zwischen nahe verwandten Arten schon auffallend früh zeigen. Die große Bedeutung der Keimpflanzen für die Beurtheilung der Verwandtschaftsverhältnisse bei den Phanerogamen wird gegenwärtig von den Systematikern schwerlich genügend gewürdigt. Vergleichen wir die Keimpflanzen von Rubus mit denen anderer Gattungen, so zeigen sie am meisten Ähnlichkeit mit denjenigen von Ribes und Geum. In ihren vegetativen Organen sind sich manche Typen von Rubus und Rosa sehr ähnlich. In den Keimpflanzen unterscheiden sich jedoch beide Gattungen ebenso scharf, wie in den Früchten und Samen. Maximowicz betrachtet Rhodotypus als zunächst verwandt mit Rubus. Der archaistische Cha-

rakter, welcher sich in dem Blütenbau von Rhodotypus ausspricht, weist darauf hin, dass diese Gattung verhältnissmäßig wenig von dem Urtypus der Rosaceen abgewichen sein möchte. Sie zeigt in der That Ähnlichkeiten mit sehr verschiedenen Rosaceen-Typen, insbesondere auch mit gewissen Rubus-Formen, allein ich kann nicht an die nahe Verwandtschaft der beiden Gattungen glauben, zumal da die Keimpflanzen vollständig verschieden sind. Die Jugendzustände von Rhodotypus erinnern zunächst an die der Amygdaleen.

Am fruchtbarsten für eine weitere Forschung scheint mir die Thatsache zu sein, dass sich die Keimpflanzen von Rubus und Geum ähnlich sind. In der That zeigen gewisse Arten von Rubus, welche wohl als Stammformen für eine Reihe verschiedener Gruppen angesehen werden können, auch in erwachsenem Zustande bemerkenswerthe Ähnlichkeiten mit Waldsteinia[1]), also mit einer eng mit Geum zusammenhängenden Gattung. Auch Dryas, Potentilla, ja selbst Agrimonia und andere Gattungen würde man sich sehr wohl als von Stammformen entsprungen denken können, die mit Waldsteinia eine gewisse Ähnlichkeit gehabt hätten. Es ist im Auge zu behalten, dass sich viele Rosaceen-Gattungen auf Anpassungen der Frucht an bestimmte Verbreitungsmittel gründen, so insbesondere die sämmtlichen Amygdaleen, Chrysobalaneen und Pomaceen, ferner Rosa, Rubus, Fragaria, Agrimonia, Acaena, Geum, Dryas, Cercocarpus u. s. w. Diese Anpassungen haben die charakteristische Ausprägung der Gattungen in hohem Maße begünstigt, indem sie sowohl auf eine Verdrängung der nicht so entschieden accommodirten Formen hinwirkten, als auch den besser angepassten Typen bestimmte, den Verbreitungsmitteln entsprechende Standorte anwiesen.

Diese Betrachtungen, welche an die Ontogenie anknüpften, leiten schon auf das Gebiet der morphologisch-systematischen Vergleichung hinüber. Es würde zu weit führen, an dieser Stelle die verwandtschaftlichen Beziehungen von Rubus zu andern Gattungen noch weiter zu erörtern, allein es dürfte nützlich sein, an eine Thatsache zu erinnern, welche geeignet ist, die vorstehend angedeuteten Vorstellungen über den Stammbaum der Gattung zu modificiren. Rubus unterscheidet sich sowohl von Rhodotypus als auch von den meisten Potentilleen (Geum, Waldsteinia etc.) durch das Fehlen des Außenkelches. Man darf nun nicht einfach annehmen, dass dies Gebilde als physiologisch werthlos verkümmert und damit verschwunden sei. Vielmehr ist der Kelch der Rosaceen aus 4—5 Blättern mit ihren Nebenblättern zusammengesetzt. Bei Potentilla sind je zwei zu verschiedenen Blättern gehörige Nebenblätter zu einem Außenkelchblättchen verwachsen, während bei Rubus die zugehörigen Nebenblätter mit ihrem Laubblatte

1) Nicht so sehr mit W. geoides als mit W. trifoliata.

zu einem einfachen Kelchblatte verschmolzen sind. Jede Hälfte eines Kelchblattes von Rubus entspricht einem Nebenblatte und nur die Spitze der Blattspreite. Es liegt hier also ein morphologischer Unterschied zwischen Rubus und den Potentilleen vor, dessen phylogenetische Bedeutung nicht unterschätzt werden darf; Übergänge zeigt Geum.

Wenden wir uns nun von der Betrachtung der Verwandtschaftsbeziehungen von Rubus einer Untersuchung der natürlichen Gliederung zu, welche sich innerhalb der Gattung herausgebildet hat, so scheint es zunächst geboten, die bisherigen Eintheilungsversuche zu prüfen. Dieselben gründen sich insbesondere auf folgende Charaktere.

1. Die Wuchsverhältnisse. Man theilt die Rubi ein in krautige und strauchige Arten. Nun zeichnen sich aber zahlreiche Typen durch zweijährige Stocksprossen (Turionen) aus, die im ersten Sommer nur Blätter, im zweiten auch Blütenzweige bringen. Da diese Sprossen sehr markreich sind und nur unvollkommen verholzen, stehen derartige Gewächse den Sträuchern kaum eine Stufe näher als etwa Brassica oleracea oder Helleborus foetidus. Es finden sich nun alle möglichen Übergänge von den zweijährigen Stengeln sowohl zu den einjährigen als auch zu den mehrjährigen; der Artencomplex, welchen man bisher gewöhnlich R. fruticosus nannte, liefert davon zahlreiche Beispiele. Die Durchführung des Eintheilungsprincips hat aber auch noch weitere Schwierigkeiten; kleine, im Wuchs etwa an Dryas erinnernde Arten, rechnet man z. B. unbedenklich zu den krautigen, obgleich dies durchaus unrichtig ist. Eine strenge Eintheilung nach den Wuchsverhältnissen ist nicht durchführbar, eine modificirte wird in vieler Hinsicht unnatürlich ausfallen.

2. Die Blattform. Die Mannigfaltigkeit der Blattgestalten ist bei Rubus ungemein groß; Namen wie alceaefolius, pirifolius, corchorifolius, rosaefolius, sorbifolius, fagifolius, crataegifolius, geoides u. s. w. sind sehr bezeichnend; nimmt man das Viola-Blatt von R. dalibarda, das Coptis-Blatt von R. pedatus, das Aesculus-Blatt von R. lineatus hinzu, so hat man die bemerkenswerthesten Gestalten vertreten. Man kann im Allgemeinen ganzblättrige, fächerblättrige (Aesculus-Form), gestielt-fingerblättrige und fiederblättrige Arten unterscheiden, doch lässt sich eine strenge Durchführung dieser Eintheilung nicht ohne widernatürliche Auseinanderreißung verwandter Formen ermöglichen. — Bemerkenswerth ist auch die verschiedene Dauer der Blätter; es giebt sommergrüne, halb immergrüne und immergrüne Arten.

Kuntze hat die Eintheilung in krautige und strauchige, in einfachblättrige und zusammengesetztblättrige Arten beibehalten, aber in einer Modification, die keine streng auf Thatsachen gegründete naturwissenschaftliche Anordnung gestattet. Er führt nämlich in sein System phylogenetische Hypothesen ein und gruppirt z. B. die einfachblättrigen und strauchigen Arten nach ihrer Abstammung, d. h. nach seinen Ansichten

darüber, ob die Vorfahren der betreffenden Arten einfache oder zusammengesetzte Blätter hatten, ob sie strauchig oder krautig waren.

3. Die Nebenblätter. In großen natürlichen Gruppen zeigen die Nebenblätter eine bemerkenswerthe Übereinstimmung[1]. Sie sind hinfällig oder bleibend, frei oder dem Blattstiel mehr oder minder angewachsen, schmal oder breiter, ganzrandig, gezähnt oder fiederspaltig.

4. Die Inflorescenz zeigt bedeutende Verschiedenheiten; zuweilen ist nur eine Terminalblüte vorhanden, häufig finden sich neben der Terminalblüte einzelne oder zahlreiche seitliche Blüten oder statt derselben seitliche Inflorescenzen, so dass ein zusammengesetzter Blütenstand, etwa wie bei Spiraeen und Chrysobalaneen, entsteht.

5. Der Blütenbau zeigt mancherlei Verschiedenheiten. Der Blütenboden zwischen Gynaeceum und Androeceum trägt die Honigscheibe und ist sehr verschieden entwickelt, bald flach und schüsselförmig, bald tiefer eingesenkt und kreiselig. Bei einigen Arten ist die Außenseite des Kelches und Blütenbodens dicht mit Nadelstacheln besetzt; es ist das offenbar eine adaptive Vorkehrung, welche die unreife oder halbreife Frucht vor den Angriffen von Thieren schützen soll, biologisch entsprechend den stark bewehrten Früchten von Castanea, Aesculus- und Datura-Arten; die morphologische Analogie findet sich bei Rosa, Acaena und namentlich Agrimonia. Im Allgemeinen sind die Blüten pentamer, doch zeigen die Terminalblüten in den Fällen, in welchen sie allein vorhanden oder doch besonders kräftig entwickelt sind, häufig Abweichungen von der Normalzahl. Tetramerie ist selten (ich erinnere mich nur, sie bei R. chamaemorus gesehen zu haben), dagegen sind z. B. bei R. arcticus und R. stellatus 6—8 Kelch- und Kronblätter ganz gewöhnlich. Die Kelchblätter sind zuweilen gezähnt und bei Arten mit fiederspaltigen Nebenblättern auch wohl fransig eingeschnitten. Die Kronblätter sind bei manchen Arten (R. Nutkanus, Hochstetterorum) sehr ansehnlich, bei andern klein, bei einigen fehlen sie ganz oder kommen nur gelegentlich vor. Ihre Farbe ist roth oder weiß mit allen intermediären Schattirungen; von einigen Arten werden gelbe Blumen angegeben, was an sich nicht auffallend sein kann, da ja auch bei andern Rosaceen-Gattungen, z. B. Rosa, Potentilla und Geum, Arten mit rothen, weißen und gelben Blüten vorkommen. Kuntze (S. 104, 118) leugnet das Vorhandensein gelbblütiger Rubus-Arten und es scheint in der That, als ob die bezüglichen Angaben in einigen Fällen, namentlich bei R. calycinus, auf Irrthum beruhen. Dagegen ist vorläufig kein Grund vorhanden, dies auch für R. Gunnianus Hook. (vgl. Fl. Tasman., Fl. Austral.) anzunehmen,

---

1) Kuntze macht mir auf S. 30 den Vorwurf, dass ich die Nebenblätter zu falschen Eintheilungen benutze, weil meine künstliche Übersichtstabelle für die amerikanischen Rubi auf die asiatischen nicht passt!

obgleich KUNTZE (S. 118) komischer Weise die Ansicht ausspricht, dass dessen Gelbblütigkeit von mir erfunden sei. In Zahl, Anordnung, Länge und Richtungsänderungen der Staubgefäße zeigen sich mancherlei Unterschiede, z. Th. schon bei nahe verwandten Arten. Die große Mehrzahl der Arten ist zwittrig, bei einigen sind Vorkehrungen zur Erschwerung der Selbstbestäubung vorhanden, einige scheinen nur durch Fremdbestäubung befruchtet werden zu können. Vier oder fünf Arten sind durch Verkümmerung des einen Geschlechts zweihäusig geworden.

Die wichtigsten Verschiedenheiten zeigt das Gynaeceum. Die Zahl der Karpelle ist sehr ungleich; bei R. dalibarda und R. pirifolius, zwei Arten, die sonst nicht die geringste Ähnlichkeit mit einander haben, beschränkt sie sich auf 5 oder 6, bei andern Arten, z. B. R. Hookeri, R. Treutleri, R. fraxinifolius, R. rosaefolius und deren Verwandten, beträgt sie weit über 100. Die Karpelle stehen auf einer Verlängerung der Achse, welche, falls die Zahl der Früchtchen klein ist, wenig hervortritt, in andern Fällen aber flach gewölbt bis spitz kegelförmig sein kann. Die reifen Früchtchen fallen entweder nach und nach einzeln von diesem Fruchtträger ab, oder sie verkleben an ihrem Grunde und fallen zu einer Sammelfrucht verbunden (wie bei R. Idaeus) vom Fruchtträger ab, oder sie bleiben, wie bei unsern europäischen Brombeeren, an dem erweichenden Fruchtträger haften und fallen mit demselben verbunden vom Blütenboden ab. Diese letzte Einrichtung erinnert an Fragaria; die betreffenden Rubus-Arten (Eubatus) nehmen in ihrer Gattung in der That eine ähnliche Stellung ein, wie die Fragarien unter den Potentillen. Durch Fleischigwerden des Mesokarps bilden sich die Karpelle von Rubus im Allgemeinen zu Steinfrüchtchen aus, ähnlich wie bei den Amygdaleen und Chrysobalaneen. Es giebt indess verschiedene Arten, von denen saftlose oder saftarme Früchte angegeben werden; eine größere Bedeutung kann man dieser Abweichung von der Norm bis jetzt nicht zuschreiben, obgleich die Verbreitung dadurch offenbar in hohem Maße beeinflusst werden muss. Die Farbe der Rubus-Früchte ist schwarz, roth oder orange, seltener gelb oder grün; weiß ist sie nur als individuelle Variante. Auch die Samen (Fruchtsteinchen) zeigen in Form, Größe und Sculptur mancherlei Verschiedenheiten, die z. Th. in größeren Gruppen constant zu sein scheinen. Man ist jedoch bis jetzt nicht im Stande, dieselben in der systematischen Gruppirung der Arten mit Nutzen zu verwerthen.

Eine sehr bedeutende Rolle spielen bei Rubus die verschiedenen Trichombildungen, die Haare, Sternhärchen, Borsten, Drüsen, Stieldrüsen und Stacheln. Bei wenigen andern Pflanzen (indess z. B. bei einigen Solaneen) findet sich ein gleicher Reichthum an derartigen Gebilden. Die physiologische Bedeutung dieser Organe ist noch nicht vollständig verständlich, aber es kann kaum zweifelhaft sein, dass ihre stärkere Ausbildung oder ihre Unterdrückung durch äußere Verhältnisse, denen

sich die Pflanze anpasst, bedingt werden. Die Stacheln von Rubus sind im Allgemeinen als Haftorgane zu betrachten; sie dienen zur Befestigung kletternder Pflanzen an andern Gewächsen. Am wirksamsten sind in dieser Beziehung hakige Stacheln der Blattstiele und Blattrippen. Zugleich dienen die Stacheln als Schutzmittel gegen die Angriffe größerer kräuterfressender Thiere; am wirksamsten sind zu diesem Zwecke kräftige gerade spitze Stacheln. Wir sehen nun im Allgemeinen, dass die klimmenden Rubus-Arten hakige Kletterstacheln, namentlich an den Blattstielen besitzen, die aufrechten dagegen sind wehrlos oder haben Nadelstacheln. Von den europäischen Arten haben R. Idaeus und R. suberectus, die beide aufrecht wachsen, eine sehr schwache Bestachelung im Vergleich zu den kletternden Arten. Ungemein deutlich tritt das nämliche Verhältniss bei den Rosen hervor; man denke an die kräftigen hakigen Stacheln der klimmenden Arten, an die ungemein dichte Bewehrung mit geraden Nadelstacheln bei den aufrechten Arten: R. pimpinellifolia und R. rugosa, so wie an die schwache Bewehrung bei andern nicht kletternden Typen, wie R. alpina, R. cinnamomea und R. Carolina.

Auch bei den auf dem Boden kriechenden Arten von Rubus verkümmern die Stacheln, weil sie für die Pflanze keinen Nutzen haben. Aus dem nämlichen Grunde könnten sie aber auch nicht ausgebildet worden sein, wenn die Vorfahren der Pflanze bereits die nämliche Lebensweise geführt hätten. Wir dürfen daher schließen, dass die kriechenden Arten, welche krumme Stacheln besitzen, ursprünglich von klimmenden Formen abstammen. Die Glandulosen unserer europäischen Wälder, der R. hispidus Nordamerikas, der R. geoides Südamerikas, der R. saxatilis mit seinen nächsten Verwandten sind somit schwächliche rückgebildete Abkömmlinge stärkerer klimmender Arten. Es dürfte kaum zu gewagt sein, dasselbe von den schwachbewehrten aufrechten Arten zu behaupten, wie R. suberectus, R. Idaeus, R. spectabilis u. s. w. Der amerikanische fingerblättrige R. occidentalis und der indische fiederblättrige R. lasiocarpus sind nahe Verwandte unseres R. Idaeus, aber sie sind kräftiger und klimmen, sind daher auch mit kräftigeren hakigen Stacheln versehen. Kuntze betrachtet den strauchigen nordwestamerikanischen R. spectabilis als einen Abkömmling des krautigen R. arcticus. Die Verwandtschaft ist nach meiner Ansicht richtig beurtheilt, aber das phylogenetische Verhältniss dürfte gerade umgekehrt sein; der aufrechte strauchige R. spectabilis stammt von klimmenden Formen, und hat deren Stacheln, namentlich die an den Blattstielen, größtentheils eingebüßt; der R. arcticus ist noch weiter reducirt und gänzlich wehrlos geworden.

Nach dieser Auffassung stammt somit R. arcticus von einer dem R. spectabilis ähnlichen Urform ab, R. saxatilis dagegen von einer mehr brombeerartigen, die etwa den amerikanischen Arten R. canadensis und R. trivialis nahe gestanden haben möchte. Die beiden krautigen redu-

cirten Typen sind einander jedoch viel ähnlicher als die lebenden Vertreter ihrer Stammformen, ein Umstand, der darauf hindeuten würde, dass die Divergenz der Charaktere bei den Formen, welche in ihrer Tracht weniger modificirt wurden, sich nach andern Richtungen hin gesteigert hat.

Bei den meisten wehrlosen Rubus-Arten fehlt es an bestimmten Anhaltspunkten, um zu erkennen, ob sie von unbewehrten Urformen abstammen, oder ob sie die Bestachelung ihrer Urahnen verloren haben.

Die vorstehende Besprechung der Charaktere dürfte dargethan haben, dass bedeutsame und tiefgreifende Unterschiede vorhanden sind, durch welche sich die Gattung Rubus in eine Anzahl ausgeprägter natürlicher Untergattungen und Gruppen zerlegen lässt. Aber überall giebt es einzelne Verbindungsglieder und Übergangstypen, von denen man, namentlich wenn man davon nur trockne Zweige vor sich hat, nicht weiß, wohin sie naturgemäß gehören. Dazu giebt es eine Anzahl isolirter Typen, für deren jeden man mindestens eine eigene Section bilden muss. Namentlich die kleinen, mehr oder minder krautigen Arten (R. dalibarda, chamaemorus, pedatus, Fockeanus, Gunnianus, geoides) zeigen kaum mit andern Arten eine nähere Verwandtschaft. Eine allgemeine Besprechung der Charaktere der Hauptgruppen lässt sich, um Wiederholungen zu vermeiden, am besten mit einer Darstellung der geographischen Verbreitung der Gattung verbinden.

Eine Untersuchung der chorologischen Verhältnisse einer Pflanzengruppe muß sich nach verschiedenen Seiten hin erstrecken und läßt sich zunächst in einen allgemeinen und einen speciellen Theil sondern. In dem ersten sind die klimatischen Lebensbedingungen, die Verbreitungsmittel u. s. w. zu erörtern, in dem speciellen die Thatsachen der Verbreitung einzelner Gruppen und Arten.

Die Rubi sind im Allgemeinen Waldpflanzen mittelwarmer und einigermaßen gleichmäßig feuchter Gegenden. Die meisten Arten ertragen eine mehr oder minder vollständige Unterbrechung der Vegetationsperiode durch Wärmemangel; bei periodischem Feuchtigkeitsmangel gedeihen sie nicht. Als Waldpflanzen sind sie auf eine Ausnutzung der humusreichen oberen Schichten durch ein oberflächliches Wurzelsystem angewiesen, doch haben die meisten Arten außerdem absteigende Wurzeln, welche es ihnen ermöglichen, einer nicht zu tief eindringenden Trockniss zu widerstehen. In den Tropen sind sie Gebirgspflanzen (bis über 3000 m steigend); sie finden sich vorzüglich in Höhen von 1500—2500 m; fast nur auf den Sundainseln steigen sie unter 1000 m und selbst bis zur Küste hinab. In den außertropischen Gegenden bewohnen sie die Berg- und Hügel-Region, aber auch waldreiche Ebenen. Analog andern, ein feuchtes mehr oder minder warmes Klima liebenden, Pflanzengruppen (Farne, Orchideen, Rhododendren) senden sie einzelne zwergige Vertreter bis in die kalte Zone.

Die Früchte von Rubus sind gleich den andern Stein- und Beerenfrüchten bestimmt, von Thieren gefressen zu werden; die Steinkerne durchwandern den Darm und werden mit den Excrementen an manchmal ziemlich entfernten Orten fallen gelassen. Es ist freilich nicht zur Keimung nothwendig, dass die Samen einen Darm durchwandern, da sie in geeignetem Erdreich auch ohne besondere Behandlung leicht aufgehen. Als Thiere, welche die Rubus-Früchte gern fressen, sind insbesondere die Bären bekannt. Bevor diese Thiere durch die Menschen in den meisten Ländern nahezu oder vollständig ausgerottet wurden, werden sie zur Verbreitung und standörtlichen Mischung der Arten, damit aber indirect auch zu einer häufigen Racenkreuzung sehr viel beigetragen haben. Weniger ist darüber bekannt, in wie weit Rubus-Früchte als Vogelnahrung dienen, doch kann es a priori kaum zweifelhaft sein, dass dies in erheblichem Maße der Fall ist. Die Hauptmasse der Waldungen auf den Continenten bilden Arten mit schweren nahrungsreichen Früchten (Quercus, Castanea, Fagus, Juglans, Pinus cembra etc.) oder mit Flügelfrüchten (viele baumartige Coniferen, Betulaceen, Carpinus, Tilia, Robinia, Pterocarya etc.). Im Unterholz, an den Waldrändern, an Felsabhängen u. s. w. sind dagegen die Beerenfrüchtler als Sträucher und kleine Bäume reichlich vertreten. Auf oceanischen Inseln, wie Madeira und die Azoren, fehlen dagegen alle jene Holzgewächse mit schweren oder nur mäßig fliegenden Samen; Wälder und Buschwerk bestehen fast ausschließlich aus Beerenfrüchtlern, denen einige wenige Arten mit äußerst leichten staubförmigen oder fliegenden Samen (Salix, Erica) beigemischt sind. Es ist daher vernünftiger Weise nicht zu bezweifeln, dass Stürme und Vögel jene einsamen Inseln mit Pflanzen besiedelt haben. In analoger Weise ist auch anzunehmen, dass isolirte Berggipfel und Gebirgsgruppen die Bestandtheile ihrer Vegetation, welche nicht in der Umgegend, wohl aber in entfernten Gebirgen vorkommen, von dort empfangen haben. So liegen in der Gattung Rubus manche Thatsachen einer sporadischen Verbreitung vor, welche nicht wohl anders als durch Übertragung, die von Vögeln bewerkstelligt wurde, erklärbar sind. Als besonders bemerkenswerth führe ich folgendes an.

1. Rubus pinnatus Willd. wächst in mäßigen Meereshöhen im außertropischen Afrika, auf Madagaskar und auf St. Helena, aber auch in 2000 m Höhe unter dem Äquator auf Fernando Po und im Camerun-Gebirge. Im tropischen Afrika giebt es überhaupt nur in den höheren Gebirgen Rubi; auch Mauritius besitzt keine einheimische Art[1]), wohl aber die bedeutend höhere Insel Bourbon. — Eine von R. pinnatus nicht bestimmt zu unterscheidende Form sammelte Cuming auf den Philippinen.

2. Die Sundainseln besitzen nur wenige ihnen eigenthümliche Rubus-

1) Die von Kuntze S. 57 erwähnten Rubi gehören zu eingeführten Formen.

Typen, Ceylon und die Neilgherries gar keine. Dagegen finden sich in den Gebirgen Südindiens und auf dem Archipel zahlreiche Himalaya-Arten wieder, theils ganz unverändert, theils in wenig abweichenden Racen. Ganz abgesehen von den Meeresarmen ernährt das zwischenliegende heiße Flachland und Hügelland gar keine Rubi. Auch diese Verhältnisse lassen keine andere annehmbare Erklärung zu als die der Übertragung der Samen durch Vögel.

3. Rubus purpureus Bnge. ist eine mongolische Art, nahe verwandt dem schwächeren und klimatisch empfindlicheren R. macropodus Ser. Südostaustraliens. In Japan findet sich der ziemlich variable R. trifidus Thbg., dessen Formen theils von der einen, theils von der andern dieser Arten nicht unterschieden werden können. Es handelt sich somit um einen eng zusammenhängenden Formenkreis, dessen Variationen übrigens nicht einmal für eine Species ungewöhnlich groß sind. Aus dem Tropengürtel zwischen Japan und dem südlichen Australien ist gar keine ähnliche Form bekannt, wenn auch die Möglichkeit vorhanden ist, dass eine solche etwa in den Gebirgen Neuguineas vorkommt. Unter allen Umständen bleiben die Lücken in der Verbreitung enorm, lassen sich auch nicht ohne die willkürlichsten und unwahrscheinlichsten Voraussetzungen als in der Vorzeit überbrückt denken.

Diese Thatsachen rechtfertigen es, wenn man bei Rubus die Möglichkeit von Wanderungen annimmt, die nur sprungweise erfolgt sein können. Immerhin wird es einer bestimmten Art verhältnissmäßig sehr selten gelingen, sich an einem entfernten Punkte anzusiedeln. Von den vielen Rubus-Arten des Himalaya ist zum Beispiel nur eine beschränkte Zahl nach Java gelangt, obgleich fast alle jene Arten dort irgendwo zusagende Standorte finden würden.

Gehen wir nunmehr zur speciellen Chorologie der Gattung Rubus über, so ist als Ausgangspunkt für alle weiteren Untersuchungen die Thatsache festzuhalten, dass der größte Reichthum an verschiedenartigen Formen sich auf dem Südabhange des centralasiatischen Hochlandes findet. Obgleich außerhalb der Tropen gelegen, haben die niederen Regionen des Himalaya eine im Wesentlichen tropische Vegetation. Höher hinauf finden sich Gegenden mit sehr ausgesprochenen schneereichen Wintern und darüber ausgedehnte Kämme und Gipfel mit einem Hochalpenklima. Die außerordentliche Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen ermöglicht daher innerhalb eines verhältnissmäßig schmalen Gürtels das Gedeihen zahlreicher in Tracht, Eigenschaften und Ansprüchen an Boden und Klima außerordentlich verschiedener Arten.

Dem nämlichen Florengebiete sind das ganze tropische Asien mit den Philippinen und Sundainseln, ferner das tropische und südliche Afrika zuzurechnen. Es umfasst also im Wesentlichen die dem indischen Ocean anliegenden Länder. An Formenreichthum lassen sich auch die Gebirge der

großen tropischen Inseln nicht entfernt mit dem Himalaya vergleichen; Afrika besitzt nur wenige Typen, von denen einige allerdings sich in eine Anzahl Racen spalten.

Die wichtigsten Typen des indischen Rubus-Florengebietes sind folgende: 1. Typus des R. pirifolius Sm.: kräftig, klimmend, mit kurz gestielten, ungetheilten, rundlichen, elliptischen oder lanzettlichen Blättern, hinfälligen, in schmale Zipfel gespaltenen Nebenblättern und Bracteen, reichen Blütenständen, unscheinbaren Blüten und wenigen Karpellen. Himalaya, Sunda-Inseln. 2. Typus des R. Moluccanus (Malachobatus): klimmend, dicht behaart, mit ungetheilten, gelappten, malvenähnlichen Blättern, breiten oder fiederspaltig getheilten, meist hinfälligen Nebenblättern, kurzen achselständigen und oft auch reichblütigen endständigen Inflorescenzen, ziemlich unscheinbaren Blüten. Von Madagaskar durch das ganze indische Gebiet verbreitet (wie Nepenthes); in einzelnen Arten noch darüber hinausgehend bis nach Japan und den Viti-Inseln. 3. Typus des R. lineatus Reinw. (Aesculifolii, fächerblättrige Arten), von Malachobatus durch die aus 3—5 sitzenden Blättchen zusammengesetzten Fächerblätter ausgezeichnet; bei R. lineatus und den nächsten Verwandten fällt die große Zahl paralleler Secundärnerven an den Blättchen besonders auf. Nebenblätter ungetheilt, Behaarung geringer als bei Malachobatus. Himalaya, Sunda-Inseln. 4. Fiederblättrige Arten, dem R. Idaeus mehr oder minder nahe verwandt, aber in einer Reihe sehr verschiedener Typen. Darunter Arten mit sehr zahlreichen kleinen Karpellen und meistens sehr ansehnlichen Blüten. Die verschiedenen Typen der fiederblättrigen Arten sind durch das ganze Gebiet verbreitet.

Im Himalaya und in Südchina finden sich noch mehrere andere Typen, z. Th. zwergige Hochgebirgsformen, z. Th. seltenere, ungenügend gekannte Arten. Besonders merkwürdig sind der lederblättrige R. lucens, der an mexikanische, und der großfrüchtige R. Hookeri, der an peruanische Formen erinnert.

An das indische Floren-Gebiet reiht sich das nordpacifische an; es umfasst das außertropische Ostasien und Nordwestamerika mit den Sandwich-Inseln. Es reichen in das südlichere Ostasien einige kleinere kriechende (nicht klimmende) Formen von Malachobatus und mehrere fiederblättrige Arten herein. Die charakteristischen Arten für dies Gebiet sind aber aufrechte oder kaum klimmende, wenig behaarte, laubwechselnde Sträucher mit ungetheilten, seltener 3zähligen Blättern; die Blüten sind ansehnlich und erscheinen im Frühling an kurzen, wenigblütigen Trieben. Die Rubi dieses Gebietes sind nicht mehr hoch klimmend und scheinen vorzugsweise buschige Abhänge an Bachufern u. s. w. zu bewohnen oder Unterholz in lichten Hainen zu bilden. Obgleich Japan im Übrigen reich an immergrünem Strauchwerk ist, sind die Rubi von etwas höherem

Wuchse dort sämmtlich laubwechselnd; Blüte und Fruchtreife treten früh ein. Es scheint, als wenn diese Rubi ursprünglich an ein Klima mit kürzeren Sommern und längeren, minder schneereichen Wintern accommodirt seien. Auffallend ist die Schönheit der Blüten im Vergleich mit den tropischen Arten; R. crataegifolius, der weniger auffällige Blüten hat, lockt die Insekten durch außergewöhnlichen Honigreichthum. Ersetzt bei den tropischen Arten die größere Zahl der Blüten die Auffälligkeit der Einzelblumen? Oder sind die Insekten in Ostasien nicht so zahlreich, wenigstens nicht im Frühjahr? Oder waren nur Arten, bei denen in ausgedehntem Maße Individuen- und Racen-Kreuzung stattfand, befähigt, eine so lebenskräftige Nachkommenschaft zu erzeugen, dass sie sich dem ungünstigeren Klima zu accommodiren vermochte? Die nämliche Frage tritt uns bei den arktischen Arten noch einmal entgegen.

Das nordwestliche Nordamerika hat einige im Typus mit den japanesischen Formen übereinstimmende Arten, theils wehrlos und mit gelappten Blättern (Anoplobatus, dahin z. B. R. Nutkanus), theils schwach bewehrt und mit 3zähligen Blättern (R. spectabilis).

An das nordpacifische Gebiet schließt sich das artenarme arktische am nächsten an. Die eigentlich arktischen Arten, R. chamaemorus, R. stellatus und R. arcticus, lassen sich ungezwungen als zwergige, krautige Abkömmlinge nordpacifischer Arten (R. trifidus und R. Nutkanus für R. chamaemorus, R. spectabilis für R. arcticus) auffassen. Sie sind wehrlos, haben eine kurze Vegetationsdauer und zeichnen sich gleich den pacifischen Arten durch schöne ansehnliche Blüten aus. In ihrer Anpassung an Kreuzbefruchtung sind sie noch um einen Grad weiter entwickelt als die nordpacifischen Arten, indem R. chamaemorus vollständig zweihäusig geworden ist, während R. arcticus in einigen Gegenden ebenfalls streng zweihäusig ist (R. pistillatus Sm.), in andern scheinbar zwittrig (die ♀ Blüten haben anscheinend wohl entwickelte Staubgefäße, aber taube Antheren), in andern noch wirklich zwittrig. Über das Verhalten von R. stellatus ist Nichts bekannt. Die Diöcie der arktischen Arten spricht für die oben vorgetragene Ansicht, dass das Vordringen in ungünstigere Klimate durch die in Folge regelmäßiger Individuenkreuzung erlangte größere Lebenskräftigkeit bedingt sei.

An die arktischen Arten schließen sich einige circumpolare Typen an, welche die kühlere gemäßigte Zone bewohnen. R. Idaeus entstammt muthmaßlich der ostasiatischen Gebirgsflora, dürfte von da zur Tertiärzeit in die arktischen Länder gelangt und später wieder südwärts gewandert sein. Der Typus des R. saxatilis findet sich in verschiedenen specifischen Formen — etwa wie Aronia — überall in der kühleren Zone; eine ganzblättrige Parallelform ist R. humulifolius C. A. Mey.

Kehren wir nun zum Ausgangspunkte, dem Himalaya, zurück und wenden uns westwärts, so gelangen wir in das Gebiet einer ganz andern

Rubus-Flora, nämlich das der Untergattung Eubatus oder das atlantische Gebiet, welches sich über den Orient, Europa, Nordafrika und das östliche Nord- und Südamerika erstreckt. Es sind die fingerblättrigen Arten mit gestieltem Endblättchen und mit einer aus Fruchtträger und den anhaftenden Früchtchen gebildeten Sammelfrucht. Mit den fächerblättrigen Arten haben sie wenig Ähnlichkeit; eher scheint es, dass sie an gewisse Übergangsformen zwischen Ganzblättrigen und Fiederblättrigen anknüpfen. Die östlichste Art, der R. sanctus Schreb., tritt im östlichen Himalaya auf. In den biologischen Verhältnissen sind die Rubi des atlantischen Gebiets den indischen Formen viel ähnlicher geblieben als die des nordpacifischen. Sie sind meistens klimmend, zeigen Neigung immergrün zu bleiben, haben fast ebenso reiche Blütenstände, aber gewöhnlich ansehnlichere Blüten als die tropischen Formen. Sie blühen nicht so früh wie die nordpacifischen Arten und scheinen auch ursprünglich einem milderen gleichmäßigeren Klima mit längerer Vegetationsdauer angepasst zu sein. In Europa sind sie außerordentlich polymorph; vielleicht haben sich in der Eiszeit unter den hybridisirten Individuen die widerstandsfähigsten befunden und diese sind dann nachträglich im Stande gewesen, die günstiger gewordenen klimatischen Verhältnisse auszunutzen. Das östliche Nordamerika besitzt eine Anzahl Arten, die den europäischen analog, aber nicht in gleichem Maße polymorph sind; auch die Arten des östlichen Südamerika scheinen nicht viel mehr von den europäischen abzuweichen als etwa der azorische R. Hochstetterorum und der R. grandifolius Madeiras.

In Amerika haben wir nun noch zwei Florengebiete, welche weder als pacifisch noch als atlantisch bezeichnet werden können, nämlich: 1. Mexiko und Centralamerika, 2. Peru (mit Bolivien und Ecuador). In Mexiko treffen Arten der pacifischen und atlantischen Flora zusammen mit einer Gruppe von Arten (Oligogyni), die sich durch eine geringe Zahl von Karpellen und gesondert abfallende Früchtchen auszeichnen; es sind vorzüglich hochwüchsige immergrüne Arten, in der Blattbildung den Eubatus-Arten ähnlich. Sie erinnern an den R. lucens des östlichen Himalaya. In der peruanischen Flora ist namentlich die Gruppe der Stipulares sehr entwickelt, Arten mit ansehnlichen, einzelnen oder in wenigblütigen Inflorescenzen vereinigten Blüten, 3—5zähligen oder durch Verlust der Seitenblättchen einfachen Blättern und großen Nebenblättern. Sie erinnern an den R. Hookeri des östlichen Himalaya.

Von einer südpacifischen Rubus-Flora kann eigentlich nicht die Rede sein; der R. Gunnianus Tasmaniens und R. geoides des südwestlichen Südamerika sind isolirte Arten, über deren nähere Verwandtschaft sich wenig sagen lässt. Auf dem australischen Continent findet sich eine eigenthümliche immergrüne polygamische klimmende Art, der R. Moorei F. Muell. Er hat wie die Eubatus-Arten und die mexikanischen Oli-

gogyni Blätter, die aus meistens 5 gestielten Blättchen zusammengesetzt sind, eine Blattform, deren Vorkommen in Süd- und Ostasien unbekannt ist. Eine nahe verwandte Parallelart ist der polymorphe neuseeländische R. australis Forst. — Am Cap findet sich außer einigen dem indischen Florengebiete angehörigen Formen ein höchst eigenthümlicher Typus, R. Ludwigii Eckl. & Zeyh., der mit keiner andern Art Ähnlichkeit hat. Die tief eingeschnittenen Blätter erinnern entfernt an den zwergigen tasmanischen R. Gunnianus; möglicher Weise könnten die beiden Arten nebst dem südamerikanischen R. geoides die letzten Glieder einer antarktischen Rubus-Flora sein.

Dies wären etwa die Grundzüge des Bildes, welches ein Überblick über die Verbreitung der Gattung Rubus gewährt. Zahlreiche bemerkenswerthe einzelne Thatsachen habe ich unerwähnt gelassen, um das Gesammtbild nicht durch Eintragung von zu zahlreichen Einzelheiten zu verwirren. Wenn man auch von vornherein auf alle gewagten Hypothesen verzichtet, so kann man doch nicht wohl umhin, nach dem Schlüssel zum Verständniss der auffälligsten chorologischen Thatsachen zu forschen. Insbesondere sind es drei Reihen von Erscheinungen, die zu denken geben, nämlich:

1. Die charakteristische Verschiedenheit der Rubus-Floren Ostasiens und Europas.

2. Das Vorherrschen europäischer Formen an der atlantischen, ostasiatischer an der pacifischen Seite Amerikas, obgleich in klimatischer Hinsicht jedesmal die Ostküsten und die Westküsten der Continente einander entsprechen.

3. Das Vorkommen südchinesischer und nordindischer Typen in Mexiko und Peru.

Um diese Thatsachen zu verstehen, müssen wir uns in die Vorzeit zurückversetzen. Denken wir uns Nordamerika durch eine breite, die Hudsonsbai mit dem mexikanischen Golf verbindende Wasserstraße in zwei Theile geschieden, so werden wir in dem westlichen, vom Felsengebirge durchzogenen Theile ein viel günstigeres, feuchteres Klima und weit ausgedehntere Walddistricte anzunehmen haben, als sie in der Gegenwart vorhanden sind. Nehmen wir ferner ein eisfreies, noch nicht am Grunde bis zum Gefrierpunkt abgekühltes Weltmeer an, so müssen die arktischen Küstenstriche milde Winter gehabt haben, in denen die Vegetation zwar wegen Mangel an Licht und ungenügender Wärme stillstand, aber doch nicht vollständig erstarb. Die zahlreichen Elefantenarten, die in Californien lebten, und viele andere Thatsachen sprechen für die Annahme einer Landverbindung zwischen dem nördlichen Amerika und Asien. Für Rubus-Wanderungen haben wir eine solche nicht einmal nöthig, da die Rubi bei Verbreitung durch Vögel, wie oben an Beispielen gezeigt, sprungweise wandern können.

Der Weg, den die in Amerika einwandernden Pflanzen einschlugen, wird bezeichnet durch die Arten von Chamaebatus, einer zwergigen, mit Malachobatus verwandten Gruppe. Von den einander sehr ähnlichen Arten bewohnt R. calycinus den Himalaya und die Gipfel Javas, R. pectinellus Japan, der ungenügend bekannte R. nivalis die nördlicheren Abschnitte des Felsengebirges, R. pumilus (den Kuntze, freilich auf wenig beweisende Angaben hin, für identisch mit R. nivalis hält) Mexiko. Denselben Weg schlugen vermuthlich einst, etwa zur Eocänzeit, die Vorfahren der peruanischen Stipulares so wie der immergrünen mexikanischen und peruanischen Oligogyni ein. Die Ungunst der klimatischen Verhältnisse verdrängte sie aus dem nördlichen Ostasien wie aus dem nördlichen Amerika; ihre Nachkommen finden sich daher nur noch in tropischen und subtropischen Gegenden beider Continente. Dieselbe Ungunst des Klimas ließ nun laubwechselnde Gebirgspflanzen nordwärts auf dem nämlichen Wege vordringen und sich weiter verbreiten. Zur Eiszeit südwärts getrieben, haben sie sich jetzt in dem wärmeren außertropischen Ostasien gehalten, haben ihren einem Continentalklima entsprechenden Typus aber selbst unter dem milden Himmel Südjapans, ja der Sandwich-Inseln, beibehalten. In Amerika, wo die Standorte beschränkter wurden, hat sich noch eine kleine Zahl von Formen gehalten. Nach dem Osten Nordamerikas ist nur eine einzige Art aus der Gruppe Anoplobatus gelangt, der R. odoratus (R. Nutkanus wächst nur am oberen See).

Die Arten der nordpacifischen Rubus-Flora können niemals wirkliche Polarpflanzen geworden sein, da sie sich sonst in größerer Zahl nach Europa und Nordostamerika verbreitet haben würden, wie dies bei den arktischen und circumpolaren Gewächsen und auch bei den dieser Flora angehörigen Rubus-Arten der Fall ist. Wie von Ostasien nach Westamerika, so muss auch von Europa nach dem Osten Nordamerikas ein Weg geführt haben, der nicht eigentlich die Polarländer berührte. Die Wanderung mag sprungweise geschehen sein, aber sie hat Nordamerika, und wahrscheinlich auch Brasilien, mit Formen europäischen Charakters bevölkert. Muthmaßlich hat die Verbindung lange fortgedauert, da die am spätesten von einander getrennten laubwechselnden nordischen Formen Europas und Nordamerikas kaum specifisch unterschieden werden können, während die Differenzen bei den südlicheren Arten immer größer werden. Die Merkmale, welche der europäischen Brombeerflora den Charakter einer ursprünglich einem milden oceanischen Klima angepassten Vegetationsform aufdrücken, sind bereits bei Vergleichung mit dem continentalen Charakter der pacifischen Rubi hervorgehoben.

Wenn diese Vorstellungen richtig sind, so müssen die mexikanischen Oligogyni und die peruanischen Stipulares mit den entsprechenden asiatischen Formen in ältester Zeit die herrschenden Typen gewesen sein. Die australischen Arten R. Moorei und R. australis dürften ebenfalls

mit den Oligogynis zusammenhängen. Ebenso alt werden die auf dem westlichen Wege nach Amerika gekommenen südlicheren Formen des Eubatus-Typus sein. In der That führt diese Betrachtungsweise zu der Erkenntniss, dass die isolirten und abweichenden Formen, welche als die wenigst abgeänderten angesehen werden müssen, mehr Ähnlichkeit mit einander haben, als diejenigen Vertreter des nämlichen Typus, welche gegenwärtig die herrschenden sind.

Zwischen R. Hookeri, auf den die peruanischen Stipulares als Ausgangsform hinweisen, und zwischen den Oligogynis bleibt allerdings eine bedeutende Kluft. Aber andrerseits zeigt R. Hookeri (Blätter 3zählig) so merkwürdige Verwandtschaften zu dem kleinen alpinen R. nutans Wall., zu R. calycinus (Chamaebatus) und mehreren größeren ganzblättrigen Arten (R. Treutleri Hook. f.), dass man über die wirkliche Annäherung dieses Typus an die Ausgangsformen für einen ansehnlichen Theil der Gattung kaum in Zweifel sein kann. Eine eingehendere Erörterung der Beziehungen der einzelnen, dem muthmaßlichen Urtypus nahe stehenden Formen zu einander würde ziemlich unfruchtbar bleiben müssen, so lange man von diesen Formen selbst fast nur spärliches, getrocknetes Material vor sich hat. Unverkennbar ist indess in diesen anscheinend mehr primitiv gebliebenen Typen eine Annäherung an Waldsteinia und Potentilla ausgesprochen, selbst wenn man annimmt, dass die kleinen, mehr krautigen Rubi rückgebildete Formen sind.

Es würde zu weit führen, wenn wir hier untersuchen wollten, welche sonstigen chorologischen Thatsachen geeignet sind, die Ansichten über solche ehemalige Pflanzenwanderungen, wie sie bei Rubus angenommen werden müssen, zu unterstützen. Die ostasiatischen Typen, welche in Mexiko angetroffen werden (Deutzia, Abelia), sind bekannt; ihre Zahl wird bei näherer Untersuchung wahrscheinlich wachsen, sobald man nicht ganze Gattungen, sondern einzelne Sectionen derselben vergleicht. Unter Schaffner'schen in Mexiko gesammelten Pflanzen habe ich Duchesnea (Fragaria) Indica gefunden; ich sehe an dem getrockneten Material keinen Unterschied von der indischen Pflanze und bemerke ausdrücklich, dass sie nicht zu der Beschreibung von Potent. dichotoma Galeotti passt, die nach Lehmann ebenfalls kaum von Duchesnea verschieden ist.

Die geographische Verbreitung der Gattung Rubus bietet, wie gezeigt, zahlreiche merkwürdige Thatsachen, welche wichtige Schlussfolgerungen auf die Geschichte der Pflanzenwanderungen gestatten. Für die Phylogenie der Gattung liefern Ontogenie, Systematik und Chorologie allerdings nur Fingerzeige, die aber immerhin Beachtung verdienen, weil sie ohne Ausnahme nach derselben Richtung hindeuten.